昆 虫 学 报 Acta Entomologica Sinica，April 2002，45（2）：253－264 ISSN 0454-6296

寄主植物影响害虫药剂敏感性的研究进展

姚洪渭，叶恭银，程家安
（浙江大学应用昆虫学研究所，杭州 310029）

摘要：害虫取食不同寄主植物后，对杀虫剂的反应可归为 3 类：敏感性降低、增高和无明显变化。害虫对药剂的敏感性变化与不同植物中次生物质诱导激活/抑制昆虫体内相关解毒酶活性有关。这种诱导作用可受到植物营养、次生物质种类及其含量分布、害虫种类与发育阶段、以及环境温度等多种因素影响。经诱导的昆虫解毒酶对不同类型杀虫剂的代谢能力并不相同，进而导致对不同药剂的敏感性变化有明显差异。解毒酶系的诱导激活在害虫抗药性形成早期被认为有利于提高隐性抗性基因频率，从而可促进害虫抗药性的发展。最后，就寄主植物影响害虫对药剂敏感性在害虫治理中的应用作了探讨。

关键词：寄主植物；次生物质；害虫抗药性；解毒酶；诱导作用
中图分类号：Q965.9 **文献标识码**：A **文章编号**：0454-6296（2002）02-0253-12

Advances in the studies on the effects of host plants on insect susceptibility to insecticides

YAO Hong-Wei，YE Gong-Yin，CHENG Jia-An（Institute of Applied Entomology，Zhejiang University，Hangzhou 310029，China）

Abstract：When insect pests were fed with different host plants，the susceptibility to insecticides would decrease，increase or be unchanged. These changes were related to the activation or inhibition of insect detoxifying enzymes induced by plant allelochemicals，while the induction levels were influenced by some factors such as plant nutrients，structures and distributions of allelochemicals，species and development stages of insects as well as the temperature. The metabolic abilities of induced detoxifying enzymes for the insecticides varied with the types of insecticides，resulting in the variations of insect susceptibility to different insecticides. It was recognized that the induced activation of insect detoxifying enzymes would enhance the frequency of the recessive resistance gene，and would promote the development of insecticide resistance at the early stages. Finally，the effects of host plant on insecticide susceptibility applied in pest management were discussed.

Key words：host plant；allelochemicals；insecticide resistance；detoxifying enzymes；induction

害虫抗药性是日益紧迫的世界性问题，据报道对一种或多种农药产生抗性的昆虫及螨类已达 500 余种（唐振华，1993）。由于害虫抗药性是一种动态的，涉及生态学、遗传学、生理生化及分子生物学等诸多学科领域的现象，因此其发生、发展不可避免地受到众多因素影响，其中包括自然毒性物质——某些植物次生物质（allelochemicals）的选择作用。从生态学和进化论的观点来看，在植食性昆虫与高等植物长期共同进化过程中，植物产生许多毒性次生物质，如生物碱、萜类和酚类化合物等，以保护其免受虫害；但这也导致植食性昆虫产生相应的适应，如习性、生理过程及生化机制发生改变等（Lindroth，1991）。这些适应机制与昆虫抗药性形成机制近乎相同。植食性昆虫的行为抗性机制通过改变其行为，特别是取食行为，来减少对毒物的接触。这在自然界十分普遍，但在害虫抗药性形成机制中并不明显。生理抗性机制通过减少对毒物的吸收，加快排泄，阻止或减少其到达靶标部位，从而降低毒害。这对害虫产生抗药性的作用也不显著。生化抗性机制包括靶标部位不敏感性和代谢酶解毒作用，两者均能导致害虫严重产生抗药性，而后者在植食性昆虫适应毒性次生物质的机制中尤为重要。有研究表明，植物次生物质可诱导激活或抑制害虫体内相关解毒酶系，从而导致对药剂的敏感性

基金项目：国家自然科学基金重点项目（39630200）
第一作者简介：姚洪渭，男，1973 年 9 月生，浙江天台人，博士，讲师，研究方向为昆虫生理生化与分子生物学，E-mail：chu@zju.edu.cn
收稿日期 Received：2001-02-03；接受日期 Accepted：2001-12-24

发生明显改变（Brattsten，1988）。现就有关寄主植物影响害虫对药剂敏感性方面的研究进展作一概述。

1　寄主植物对害虫药剂敏感性的影响

植食性昆虫对一些杀虫剂的敏感性可受到其寄主植物的影响。早在 20 世纪前叶，有学者发现取食不同植物的亚热带粘虫 *Spodoptera eridania* 对砷制剂敏感性存在明显差异，后又在斜纹夜蛾 *Spodoptera litura*、草地粘虫 *Spodoptera frugiperda* 和黄叶蜂 *Athalia proxima* 等害虫中观察到类似现象。至今已发现以鳞翅目为主，包括同翅目、直翅目、鞘翅目和膜翅目及螨类等在内的十几种主要农业害虫，在取食不同植物后，对不同类型杀虫剂的敏感性发生明显变化（表 1）。

表 1　不同寄主植物（次生物质）对害虫的药剂敏感性的影响

Table 1　Effects of host plants or allelochemicals on insecticide susceptibilities of insect pests

害虫种类 Pest insects	寄主植物（次生物质） Host plants (allelochemicals)	药剂敏感性 Insecticide susceptibility①					相关酶系诱导 Induce of relative enzymes	参考文献 References
		Ops	Cabs	Pyrs	Ocs	其它		
棉铃虫 *Helicoverpa armigera*	番茄 tomato、四季豆 kidneybean			↑②			ESTs↓	谭维嘉等，1990
	青椒 green pepper			↓			ESTs↑，MFOs↑	Tan *et al*.，1996
	人工饲料 artificial diets（芸香苷 rutin、2-十三烷酮 2-tridecanone、槲皮素 quercetin）	↓	–	–			GSTs↑	高希武等，1997
美洲棉铃虫 *H. zea*	大豆抗性品种 resistant soybeans	–	↑			Bt↑		Kea *et al*.，1978
	野生番茄 wild tomato（2-十三烷酮 2-tridecanone）		↓					Kennedy，1984
	棉酚 gossypol 或棉蕾提取物 lyophilized cotton flower buds	↓		–			MFOs↑	Muehleisen *et al*.，1989
烟芽夜蛾 *Heliothis virescens*	野生番茄 wild tomato（2-十三烷酮 2-tridecanone）、薄荷 peppermint	↓					MFOs↑，ESTs↑	Abd-Elghafar *et al*.，1989
	野生番茄（2-十三烷酮）wild tomato（2-tridecanone）	↓					MFOs↑	Riskallah *et al*.，1986
杂豆角夜蛾 *Peridroma saucia*	薄荷 peppermint（薄荷醇 menthol、薄荷酮 menthone、α-蒎烯 α-pinene 与 β-蒎烯 β-pinene）	↓	↓				MFOs↑	Yu *et al*.，1979
亚热带粘虫 *Spodoptera eridania*	人工饲料 artificial diets（α-蒎烯 α-pinene）					Nic↓	MFOs↑	Brattsten *et al*.，1977
草地粘虫 *S. frugiperda*	棉花 cotton、玉米 corn	–	↓	↓				Wood *et al*.，1981
	谷子 millet、狗牙根 bermudagrass	–	↑	↑				Wood *et al*.，1981
	玉米 corn	↓	↓	↓			MFOs↑	Yu，1982a
	豇豆 cowpeas	↓					GSTs↑	Yu，1982b
大豆夜蛾 *Pseudoplusia includens*	大豆抗性品种 resistant soybean	↑	–			Bt–		Kea *et al*.，1978
	大豆抗性品种 resistant soybean	↑/–	–	–				Rose *et al*.，1988
	人工饲料 artificial diets（异类黄酮 coumestrol）	–	↓	↑/–				Rose *et al*.，1988
黎豆夜蛾 *Anticarsia gemmatalis*	大豆抗性品种 resistant soybean	↑/–	–	↑/–				Rose *et al*.，1988
苜蓿银纹夜蛾 *Autographa californica*	薄荷 peppermint	–	↓				MFOs↑	Farnsworth *et al*.，1981
粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni*	薄荷 peppermint	–	↓				MFOs↑	Farnsworth *et al*.，1981
玉米茎蛀褐夜蛾 *Busseola fusca*	高粱抗性品系（SA1697）resistant sorghum			↑	↑			ven den Berg *et al*.，1994
玉米禾螟 *Chilo partellus*	高粱抗性品系（SA1697）resistant sorghum			↑	↑			ven den Berg *et al*.，1994

（续表 1）

害虫种类 Pest insects	寄主植物（次生物质） Host plants（allelochemicals）	药剂敏感性 Insecticide susceptibility①					相关酶系诱导 Induce of relative enzymes	参考文献 References
		Ops	Cabs	Pyrs	Ocs	其它		
苹淡褐卷蛾 *Epiphyas postvittana*	黑莓 blackberry	↑					GSTs↓，ESTs↓	Robertson *et al*.，1990
Platynota idaeusalis 敏感品系（S）	苹果 apple（根皮苷 phloridzin）	↓					GSTs↓，ESTs↓	Hunter *et al*.，1994
抗性品系（R）	苹果 apple（根皮苷 phloridzin）	↑					GSTs↓，ESTs↑	Hunter *et al*.，1994
小菜蛾 *Plutella xylostella*	花椰菜 cauliflower	↓		–			MFOs↑，ESTs↑	Li，1995
血黑蝗 *Melanoplus sanguinipes*	莴苣 lettuce、黑麦 rye	–		↑				Hinks *et al*.，1989
桃蚜 *Myzus persicae*	甘蓝抗性品种 resistant cabbage	↑						Mohamad *et al*.，1989
	甜菜 sugarbeet、马铃薯 potato、莴苣 lettuce、芜菁 turnip、桃 peach、杂草 weed	–						Weber，1985
棉蚜 *Aphis gossypii*	棉花 cotton	↓					ESTs↑	冯国蕾等，2001
白背飞虱 *Sogatella furcifera*	水稻 N22 品种 resistant rice	↑	–		–		ESTs↓	姚洪渭，2001
木薯粉虱 *Bemisia tabaci*	四季豆 pole bean、番茄 tomato、南瓜 zucchini	–						Omer *et al*.，1993
玉米根叶甲 *Diabrotica virgifera*	玉米 corn				↓			Siegfried *et al*.，1989
D. *barberi*	玉米 corn				–			Siegfried *et al*.，1989
马铃薯叶甲 *Leptinotarsa decemlineata*	茄子 eggplant			↑				Ghidiu *et al*.，1990
二点叶螨 *Tetranychus urticae*	黄瓜抗性品种 resistant cucumber	↓						Gould *et al*.，1982

①Ops、Cabs、Pyrs 和 Ocs 分别为有机磷、氨基甲酸、拟除虫菊酯和有机氯等杀虫剂；Bt 为苏云金杆菌制剂，Nic 为烟碱

Ops，Cabs，Pyrs and Ocs mean organophosphates，carbamates，pyrethroids and organochlorinates，respectively. Bt means *Bacillus thuringiensis* insecticides and Nic，Nicotine

②“↑、↓、–”分别代表升高、降低、不变。下同

“↑，↓ and –” mean insecticide susceptibility showed increase，decrease and no change，respectively. The same as hereinafter

寄主植物对害虫药剂敏感性的影响因植物、害虫和药剂种类而异，具体可归为 3 类。①害虫取食某些植物后，对一些杀虫剂的耐药性明显上升。如取食薄荷叶片后，杂豆角夜蛾 *Peridroma saucia* 对有机磷（乙酰甲胺磷、马拉硫磷）和氨基甲酸酯类（西维因、乙肟威）的敏感性明显较取食大豆的为低（Yu *et al*.，1979）；苜蓿银纹夜蛾 *Autographica californica* 和粉纹夜蛾 *Trichoplusia ni* 对西维因和乙肟威的敏感性明显低于取食苜蓿或绿花椰菜的（Farnsworth *et al*.，1981）。薄荷、番茄等这些寄主植物中往往含有一些次生物质，可直接引起害虫对药剂的敏感性降低。如取食野生番茄品系（I2134417）或添加番茄次生物质——2-十三烷酮（2-tridecanone）的饲料均可提高美洲棉铃虫 *Helicoverpa zea* 对西维因的耐药性，而在人工饲料中添加棉酚或棉蕾提取物则可显著提高对甲基对硫磷的耐药性（Muehleisen *et al*.，1989）。②取食寄主植物后，害虫对药剂的敏感性升高，如取食谷子后，草地粘虫对敌百虫、西维因和二氯苯醚菊酯的敏感性明显高于取食其他植物（如玉米、棉花和大豆）的（Wood *et al*.，1981）。③取食不同植物后，对药剂的敏感性无明显变化。如苜蓿银纹夜蛾、粉纹夜蛾和木薯粉虱 *Bemisia tabaci* 对乙酰甲胺磷（Farnsworth *et al*.，1981；Omer *et al*.，1993），草地粘虫和桃蚜 *Myzus persicae* 对甲基对硫磷（Wood *et al*.，1981；Weber，1985），以及美洲棉铃虫对二氯苯醚菊酯（Muehleisen *et al*.，1989）等。

寄主植物影响害虫对药剂的敏感性，可能主要

有以下两方面原因：(1)不同植物中营养组成的差异，导致对植食性昆虫体内生理代谢功能产生较大影响，使之生长发育状况等发生改变，最终引起对杀虫剂敏感性的变化；(2)寄主植物中的次生物质诱导激活或抑制昆虫体内与杀虫剂代谢相关的解毒酶系，导致害虫对药剂敏感性的变化。就害虫产生抗药性的机制而言，前者属表型抗性（唐振华，1993），后者属交互抗性，与抗药性形成的生化机制密切相关。

2 寄主植物与害虫对药剂敏感性的内在联系

植食性昆虫常依靠其体内具普遍防御性的酶系来克服其食物中的潜在毒性，这对于同为外来异生物质（xenobiotics）的杀虫剂亦是如此。昆虫体内涉及植物次生物质代谢降解的酶系，根据反应类型可分为 4 大类：氧化酶、还原酶、水解酶和基团转移酶，其中包括被普遍认为参与杀虫剂代谢的 3 大解毒酶系，即微粒体多功能氧化酶（mixed function oxidases，MFOs）、酯酶（esterases，ESTs）和谷胱甘肽-S-转移酶（glutathione S-transferases，GSTs）。因此，植食性昆虫对植物次生物质和化学杀虫剂起代谢作用的酶系往往被认为是相同或相似的（Brattsten，1988）。昆虫体内相应酶系的活性被植物次生物质诱导激活或抑制，最终导致对杀虫剂的敏感性变化。

在研究昆虫－植物关系的大多事例中，昆虫适应毒性次生物质均是行为的、生理的或代谢的机制，而极少有对次生物质产生靶标部位抗性。研究表明，次生物质对昆虫抗性靶标酶——乙酰胆碱酯酶（acetylcholinesterase，AChE）的影响并不显著（谭维嘉等，1990），这可能反映了自然界昆虫对这种抗性的检测能力有限，或者这种抗性原本就稀少。

2.1 寄主植物对 MFOs 的影响

MFOs 是一类在昆虫体内参与异生物质代谢的极为重要的酶系，在昆虫中肠、脂肪体和马氏管等组织中均有分布。MFOs 的代谢底物十分广泛，几乎任何杀虫剂或自然毒性物质均能成为其作用底物。MFOs 的可诱导性及其作用类型与底物的多样性，为昆虫防御其周围环境中不可知毒物提供了主要的代谢机制。由于 MFOs 对维持生物体正常生命活动的不可缺少而倍受国内外学者的广泛重视，目前就昆虫 MFOs 的结构功能、基因调控和分子进化等方面已有诸多报道。对此，Oppenoorth（1985）、Feyereisen（1999）和唐振华等（2000）曾先后作了综述。

植物次生物质对昆虫 MFOs 具诱导作用并改变害虫药剂敏感性是由 Brattsten 等（1977）最先报道的。亚热带粘虫在取食含有单萜类次生物质（α-蒎烯）的饲料后，体内 MFOs 活性比取食对照的高出 4 倍，同时对烟碱的敏感性有明显降低。鳞翅目害虫如杂豆角夜蛾、草地粘虫、银纹夜蛾和烟芽夜蛾 *Heliothis virescens* 等取食薄荷、玉米或野生番茄后对不同类型杀虫剂的耐性增强，均与这些植物中的某些次生物质诱导害虫 MFOs 含量及活性提高有关（Abd-Elghafar *et al*.，1989；Farnsworth *et al*.，1981；Riskallah *et al*.，1986；Yu，1982a；Yu *et al*.，1979），其中薄荷叶片中富含 α-蒎烯、β-蒎烯、苧烯、薄荷醇和薄荷酮等单萜类化合物。

不同次生物质对 MFOs 的诱导作用并不相同（表 2）。Brattsten（1979）曾报道取食不同植物的亚热带粘虫中肠 MFOs 的活性不尽相同，存在质的差异。现有研究表明，次生物质引起昆虫 MFOs 酶量和活性提高是由于相关 P450 基因被诱导过量转录。至今已被克隆的能被次生物质诱导转录的 P450 基因有 *CYP4D*10、*CYP4M*1-3、*CYP6B*1-4、*CYP9A*2 和 *CYP28A*1-4 等（表 3），分别属于 *CYP4*、*CYP6*、*CYP9* 和 *CYP28* 家族，其中 *CYP6* 和 *CYP9* 家族均与害虫的抗药性有关。

就 *CYP4*、*CYP6*、*CYP9* 和 *CYP28* 家族一些成员的氨基酸序列同源性分析表明，*CYP6B* 与 *CYP9*、*CYP28* 亲源关系较近，而与 *CYP4* 相对较远。这些 P450 基因在功能类型上呈现一定的分化：（1）由内源物质代谢（如 *CYP4* 家族的 *CYP4C*1 和 *CYP4D*1）逐渐向异生物质代谢（*CYP4D*10、*CYP4M*2 和 *CYP6*、*CYP9* 和 *CYP28* 家族等）分化，表明对异生物质代谢的 P450 可能先进化成对内源物质代谢的功能，然后起对异生物质代谢的作用；（2）参与代谢的异生物质由植物次生物质代谢（*CYP6B*1 等）向兼有次生物质、化学杀虫剂代谢（*CYP6B*2、*CYP9A*4 等）和化学杀虫剂代谢（*CYP6B*9、*CYP6A*1 等）的分化。从棉铃虫体内克隆到的 *CYP6B*2 和 *CYP6B*7 基因既与二氯苯醚菊酯抗性有关，又可为单萜类植物次生物质所诱导，这在一定程度上解释了寄主植物影响害虫药剂敏感性的分子机制，并证实寄主植物（次生物质）与害虫

抗药性在基因水平确实存在相关性。

表 2 植物次生物质对草地粘虫幼虫体内解毒酶的影响*

Table 2 Effect of allelochemicals on detoxifying enzymes in fall armyworm larvae

植物次生物质 Allelochemicals		解毒酶活性 Activities of detoxifying enzymes	
类型 Type	名称 Name	艾氏剂环氧化酶 Aldrin epoxidase	谷胱甘肽-S-转移酶 Glutathione S-transferase
含氮化合物 nitrogenous compound			
芥子油苷 glucosinolate	黑芥子硫苷酸钾 sinigrin	↑	↑
	β-苯乙基异硫氰酸 β-phenylethylisothiocyanate	↓	↑
萜类 terpenes			
单萜 monoterpenes	类萜 terpenoids	↑	–
倍半萜 sesquiterpenes	棉酚 gossypol	↓	–
三萜 triterpenes	豆甾醇 stigmasterol	↓	–
	谷甾醇 sitosterol	↓	–
四萜 tetraterpenes	β-胡萝卜素 β-carotene	↓	–
酚类 phenolic compound			
单酚 monophenols	花椒毒素 xanthotoxin	↓	↑
黄酮类 flavones	黄酮 flavone	↑	↑
	三羟黄酮 apigenin	↑	–
	五羟黄酮 quercetin	↓	↓
	杨梅黄酮 myricetin	↓	↓
	β-萘黄酮 β-naphthoflavone	↑	–
	堪非醇 kaempferol	↓	–
植物激素 plant hormone			
	吲哚-3-乙醛 indole 3-acetaldehyde	↑	–
	吲哚-3-乙酸 indole 3-acetic acid	–	–
	吲哚-3-烯丙基甲醇 indole 3-carbinol	↑	↑
	吲哚-3-丙酮乙腈 indole 3-acetonitrile	↑	↑
	吲哚 3-乳酸 indole 3-lactic aid	↓	–
	吲哚-β-D-葡萄糖 indole-β-D-glucoside	↓	↑
	赤霉素 gibberellic acid	–	–

* 有关数据引自 Yu（1982a，1982b，1983，1984）。The data cited from Yu（1982a，1982b，1983，1984）

表 3 植物次生物质诱导的昆虫 P450 基因

Table 3 Insect P450 genes induced by plant allelochemicals

P450 基因 P450 genes	昆虫种类 Insects	诱导物 Inducers	参考文献 References
CYP4D10	*Drosophila mettleri*	异喹啉生物碱 isoquinoline alkaloid（saguaro）	Danielson *et al*.，1998
CYP4M1-3	*Manduca sexta*	烟碱 nicotine	Snyder *et al*.，1995
CYP6B1	*Papilio polysenes*	花椒毒素 xanthotoxin 香柠檬烯 bergapten 当归根素 angelicin，	Hung *et al*.，1995a; Cohen *et al*.，1992; Prapaipong *et al*.，1994
CYP6B2	*Helicoverpa armigera*	二氯苯醚菊酯 permethrin 单萜类 monoterpenes	Wang *et al*.，1995; Ranasinghe *et al*.，1997
CYP6B3	*Papilio polysenes*	花椒毒素 xanthotoxin 香柠檬烯 bergapten 当归根素 angelicin， 牛防风定 sphondin	Hung *et al*.，1995b
CYP6B4-5	*Papilio glaucus*	花椒毒素 xanthotoxin	Hung *et al*.，1997
CYP6B7	*Helicoverpa armigera*	二氯苯醚菊酯 permethrin 单萜类 monoterpenes	Ranasinghe *et al*.，1998
CYP6B8	*Helicoverpa zea*	花椒毒素 xanthotoxin	Li *et al*.，2000
CYP6B11、13-15、18-19、22、25-26	*Papilio canadensis*	花椒毒素 xanthotoxin	Li *et al*.，2001

（续表3）

P450基因 P450 genes	昆虫种类 Insects	诱导物 Inducers	参考文献 References
*CYP6B*12、16-17、20-21、23-24	*Papilio glaucus*	花椒毒素 xanthotoxin	Li *et al*., 2001
*CYP9A*2	*Manduca sexta*	吲哚-3-烯丙基甲醇 indole-3-carbinol 花椒毒素 xanthotoxin 2-十一烷酮 2-undecanone 2-十三烷酮 2-tridecanone	Stevens *et al*., 2000
*CYP9A*4	*Manduca sexta*	花椒毒素 xanthotoxin Clofibrate	Stevens *et al*., 2000
*CYP9A*5	*Manduca sexta*	花椒毒素 xanthotoxin	Stevens *et al*., 2000
*CYP28A*1-4	*Drosophila mettleri* *Drosophila nigrospiracula* *Drosophila hydei*	异喹啉生物碱 isoquinoline alkaloid（saguaro，Senita）	Danielson *et al*., 1997

植物次生物质对P450基因的诱导转录具一定选择性。线型呋喃香豆素（如花椒毒素 xanthotoxin 和香柠檬烯 bergapten）与角型呋喃香豆素（如当归根素 angelicin）能强烈诱导北美黑凤蝶 *Papilio polyxenes* *CYP6B*1 大量转录，并可引起对其它呋喃香豆素的降解代谢；而同属角型香豆素的牛防风定（sphondin）虽然本身在昆虫体内亦能被降解，但对 *CYP6B*1 却无诱导作用（Hung *et al*., 1995a）。随后的研究发现，凤蝶体内牛防风定的降解与其诱导另一P450基因 *CYP6B*3 的高度转录有关（Hung *et al*., 1995b）。*CYP6B*3 基因与 *CYP6B*1 相比，在核苷酸与氨基酸序列上高度同源，分别高达91%和87.7%，但两者可能分处不同的基因座。*CYP6B*3 的诱导源比 *CYP6B*1 广，可为其它呋喃香豆素所诱导，但诱导能力不及 *CYP6B*1。因此，P450基因的转录诱导可能涉及多个基因位点，同一次生物质可诱导1个或多个P450基因的转录，而同一P450基因亦可受到不同次生物质的诱导。

有关昆虫P450基因表达调控机制的认识多来自对杀虫剂抗性相关P450基因的研究（冷欣夫等，2001），如家蝇 *Musca domestica* *CYP6A*1 基因表达可能受反式作用因子调节、*CYP6D*1 基因可能受顺式和反式因子的共同调控，黑腹果蝇 *Drosophia melanogaster* *CYP6A*2 基因表达则可能涉及转录后的调节机制。能被植物次生物质诱导的P450基因的表达调控机制似更为复杂。北美黑凤蝶 *CYP6B*1 基因启动子区域中包含花椒毒素响应因子（xanthotoxin-responsive element，XRE-xan）和异生物质响应因子（xenobiotic-responsive element，XRE-AhR）等序列，而 *CYP6B*3 基因启动子中仅发现XRE-AhR因子序列；北美黑条凤蝶 *P*. *glaucus* *CYP6B*4/*CYP6B*5 基因中存在XRE-AhR、抗氧化响应因子（antioxidant-responsive element，AREs）和Barbie盒因子（Barbie box element，Bar）等调控因子，表明 *CYP6B* 基因的表达可能至少受到顺式元件XRE-AhR的调控作用（Hung *et al*., 1996）。此外，*CYP6B*1 和 *CYP6B*3 基因表达存在明显组织特异性的。花椒毒素可诱导 *CYP6B*1 基因在脂肪体、中肠以及表皮等组织中表达（表皮中表达产物无代谢活性），而 *CYP6B*3 仅能在脂肪体中被诱导（Petersen *et al*., 2001）。比较 *CYP6B*1 和 *CYP6B*3 基因启动子序列并未发现与之直接相关的组织特异性表达调控因子。

2.2 寄主植物对ESTs的影响

ESTs是一类能催化裂解酯键的水解酶，存在多种同工酶形式。根据作用底物类型，ESTs可分为脂族酯酶（水解脂族酯）、芳香族酯酶（水解芳香族酯）和胆碱酯酶（水解胆碱酯），其中羧酸酯酶（脂族酯酶）在害虫对有机磷及拟除虫菊酯抗性中起着极为重要的作用（唐振华，1993）。

昆虫ESTs能被不同的寄主植物所诱导。取食不同植物的北美黑条凤蝶可溶性ESTs和微粒体ESTs在活性上均存在明显差异（Lindroth，1989）。两种ESTs活性均以取食美国鹅掌楸的为最高，但该植物对微粒体ESTs的诱导作用明显大于可溶性ESTs。这表明不同寄主植物对不同酯酶的诱导程度是不同的。此外，同种植物的不同品种对酯酶活性的影响亦不同。取食大豆抗性品种的粉纹夜蛾ESTs对P-对硝基苯乙酯的裂解活性明显高于取食大豆敏感品种的；取食不同棉花品种的棉蚜 *Aphis gossypii* 亦存在类似现象，其原因可能与不同品种中所含次生物质的种类或含量不同有关。

麦二叉蚜 *Schizaphis graminum* 在取食高粱抗性品系（PI264453）后，其ESTs活性有显著升高，而

同一种群经药剂乙拌磷筛选所得抗性品系（抗性倍数 30～40 倍）的 ESTs 活性有显著提高。这表明抗性作物与杀虫剂均可诱导 ESTs 活性增加，但因当时仅测定了酶活性，因此无法确定经两种处理后的 ESTs 是否有质或量上的差异。对棉铃虫 *H. armigera* 体内 ESTs 同工酶的研究表明，取食不同寄主植物后同工酶之间有显著变化，酶谱和酶活性均不同，说明 ESTs 的质与量均发生了改变；而且这些 ESTs 的活性差异与棉铃虫对溴氰菊酯的敏感性变化明显相关（谭维嘉等，1990）。

ESTs 活性亦可被一些寄主植物所抑制。取食水稻中抗品种 N22 的白背飞虱 *Sogatella furcifera* 体内羧酸酯酶活性明显低于取食敏感品种，且对马拉硫磷的敏感性相对较高（姚洪渭，2001）。

2.3 寄主植物对 GSTs 的影响

GSTs 是昆虫体内参与有机磷杀虫剂降解的一类重要的连接酶。GSTs 在昆虫对植物次生物质代谢过程中的作用并不十分清楚，目前仅明确该酶系在对硫氰酸化合物及含有不饱和羰基的植物次生物质降解过程中起着重要作用（Lindroth，1991）。

昆虫 GSTs 可受到不同寄主植物或次生物质的诱导，从而影响对杀虫剂敏感性的水平。如取食豇豆能显著诱导草地粘虫 GSTs 活性升高，这可能导致了该害虫对二嗪农、甲胺磷和甲基对硫磷等有机磷的耐药性增加。同样，十三烷酮、芸香苷和槲皮素等次生物质对 GSTs 活性的诱导也可能最终导致棉铃虫对甲基对硫磷敏感性降低（高希武等，1997）。

关于寄主植物和次生物质对 GSTs 的诱导作用，唐振华（1993）已有概述。昆虫 GSTs 的诱导往往伴随其 mRNA 转录水平的增高（Feng *et al*.，2001），但就 GSTs 在寄主植物与害虫药剂敏感性关系中的表达调控机制研究较少，有待进一步加强。

2.4 影响寄主植物诱导昆虫解毒酶系的相关因素

取食不同寄主植物后，昆虫对杀虫剂敏感性的变化，主要与这些植物中某些次生物质诱导昆虫体内参与杀虫剂代谢的解毒酶数量或活性改变有关。因此，次生物质对解毒酶系的诱导作用是联系寄主植物与害虫药剂敏感性的关键，而该诱导过程可受到次生物质种类与浓度、寄主植物营养、昆虫种类与发育阶段及环境温度等因素影响。

2.4.1 植物次生物质种类与浓度：不同种类的次生物质对昆虫不同解毒酶系的影响各不相同（表 2）。如同属含氮化合物中芥子油苷类的黑芥子硫苷酸钾与 β-苯乙基异硫氰酸对 MFOs 的作用正相反，而对 GSTs 均表现较高诱导活性。萜类化合物对 MFOs 具强烈激活或抑制作用，但对 GSTs 的影响不明显。次生物质如吲哚-3-烯丙基甲醇与吲哚-3-丙酮乙腈等均能诱导不同昆虫体内 MFOs 和 GSTs 活性升高，其中前者对 7 种鳞翅目昆虫 MFOs 的活性诱导大小各为：草地粘虫 > 黎豆夜蛾 *Anticarsia gemmatalis* > 美洲棉铃虫 > 甜菜夜蛾 *Spodoptera exigua* > 烟芽夜蛾 > 粉纹夜蛾 > 小菜蛾 *Plutella xylostella*；后者的诱导程度大小为：草地粘虫 > 甜菜夜蛾 > 美洲棉铃虫 > 粉纹夜蛾 > 黎豆夜蛾 > 烟芽夜蛾 > 小菜蛾（Yu *et al*.，1993）。

不同浓度的次生物质对昆虫解毒酶的诱导作用是不同的。如 0.01% ～0.05%花椒毒素可强烈诱导草地粘虫 GSTs 活性升高，其中浓度为 0.025%时活性最高；对其它解毒酶，除 7-氯环氧化酶活性随毒素浓度增加而升高外，艾氏剂环氧化酶、羟化酶、N-去甲基酶活性均受到不同程度的抑制。因此，次生物质对代谢解毒酶的诱导存在剂量效应，低浓度可诱导酶量或酶活增高，高浓度则表现抑制作用。次生物质在植株不同部位的含量分布及其随植株生长时间的变化，也会导致昆虫解毒酶活性的相应变化。如玉米对草地粘虫艾氏剂环氧化酶具强烈诱导作用（Yu，1982a），其中取食生长 7 周的成熟叶片时，粘虫环氧化酶活性为取食相同生长时间未成熟顶叶的 2 倍，为取食生长 3 周成熟叶片的 1.3 倍；不同部位诱导的酶活性为：叶片 > 穗丝 > 幼苞 > 苞壳。

2.4.2 植物营养：寄主植物营养对昆虫生长发育及生理代谢有相当大的影响。昆虫体内解毒酶系的诱导激活是一个酶蛋白生物合成的过程，其中离不开大量物质与能量的消耗。因此，在理论上，寄主植物营养对昆虫解毒酶系必然会产生较大影响（Lindroth，1991）。虽然这方面研究甚少，但从现有结果看，植物营养成分如蛋白质、矿物质和维生素等对昆虫解毒酶活性的影响并不显著。低含量蛋白质、矿物质或维生素的饲料对舞毒蛾 *Lymantria dispar* 体内的 MFOs 和 GSTs 活性均无明显影响，而 ESTs 和羰基还原酶（carbonyl reductase）活性在饲料中蛋白质含量较低时明显升高，在维生素含量偏低时显著降低。当饲料中蛋白含量在 0～100%之间变化时，防风草织蛾 *Depressaria pastinacella* 对 methoxsalen（一种线型呋喃香豆素）的代谢解毒能力并无明显变化，只有当饲料中不含蛋白质时，对

methoxsalen 的解毒作用才显著下降；在饲料中添加 methoxsalen 可诱导代谢解毒能力增加，即使饲料中蛋白含量为 0 时，其解毒能力亦可提高 3 倍（Berenbaum *et al*.，1994）。出现上述现象的同时，随食物中营养成分含量降低，幼虫发育历期、雌成虫寿命明显延长，幼虫生长速率、食物转化效率及蛹重等显著降低。这表明无论是多食性或是寡食性昆虫，其体内代谢解毒酶对食物诱导抑制作用（diet-induced suppression）具极强抵抗力，这些昆虫已适应于在这些次生物质含量极高而营养极为匮乏的寄主植物上取食和生长，但是，保持这样高水平的解毒酶活性是以延长昆虫生长发育历期为代价的。

2.4.3 昆虫种类与发育阶段：昆虫体内解毒酶的诱导程度因昆虫种类而异。如同样取食四季豆，棉铃虫 MFOs 活性被诱导升高（Tan *et al*.，1996），而亚热带粘虫则无明显变化（Brattsten *et al*.，1984）。此外，同种昆虫的不同抗性品系，在取食不同寄主植物后对药剂的反应亦存在明显差异。苹淡褐卷蛾 *Epiphyas postvittana* 抗保棉磷品系的 ESTs 活性显著高于敏感品系（Robertson *et al*.，1990）。两品系取食黑莓后，ESTs 活性均降低，但抗性品系 ESTs 活性的下降幅度明显大于敏感品系，并且对保棉磷的抗性水平降至与敏感品系相当。这可能与害虫不同种类或品系体内代谢解毒酶系的组成差异有关，而寄主植物与害虫抗药性之间存在的负交互作用，在害虫抗药性治理与综合防治中具有重要的应用价值。

不同龄期昆虫体内的 MFOs 活性高低并不相同，而且不同寄主植物对不同龄期 MFOs 的诱导作用亦不相同。杂豆角夜蛾末龄幼虫的 MFOs 活性是 4 龄的 6 倍，而不同寄主植物对末龄草地粘虫幼虫 MFOs 的诱导水平明显高于低龄幼虫（Yu，1983；Yu *et al*.，1993）。可见，高龄幼虫体内解毒酶活性水平往往较高，且易被诱导，从而对药剂更具耐性。

昆虫解毒酶系的诱导可随所取食不同寄主植物或次生物质的持续时间而呈现动态变化。有时昆虫解毒酶系的诱导反应是相当快的，如亚热带粘虫取食含 α-蒎烯或黑芥子硫苷酸钾饲料 30 min 后，其 N-去甲基酶活性就显著升高，接着 6～9 h 内，酶活性继续增高，后渐趋平缓（Brattsten *et al*.，1977）；有时被诱导的高水平酶活性可保持相当长时间，如杂豆角夜蛾在取食薄荷叶片 36 h 后检测出 MFOs 活性有明显增高，随后 24 h 内酶活性仍继续升高，一直可保持 2～3 天（Yu *et al*.，1979）。而当诱导源不存在时，被诱导的高水平酶活性即可在 24 h 内降至原诱导前的水平（Snyder *et al*.，1994）。

有机磷杀虫剂对小菜蛾羧酸酯酶的抑制亦存在时间动态变化，李云寿（1995）将其分为 3 个阶段，即抑制期、波动期和恢复期。取食不同寄主植物后，药剂对羧酸酯酶的抑制动态大致相同，但在酶活性恢复期时间上存在明显差异。因此，昆虫解毒酶对植物次生物质及杀虫剂均存在一个动态的诱导激活/抑制反馈调节机制，其在基因水平上必存在一定的互作关系，两者或是相同，或是不同但相互有影响。

2.4.4 温度：外界环境温度可直接影响昆虫体温及其新陈代谢过程。温度不仅能影响昆虫对杀虫剂的抗性水平（Toth *et al*.，1990），而且还可影响寄主植物对昆虫解毒酶系的诱导（Brattsten *et al*.，1986）。如 30℃下亚热带粘虫 MFOs 活性比 15℃下的明显较低，并对西维因更敏感，但是，30℃下的酶活性更易被五甲基苯诱导升高，且耐药水平增幅较大。

2.5 抗药性与解毒酶诱导的关系

抗药性与酶诱导作用虽均能以相同或相似方式影响杀虫剂对害虫的毒性，但这是两类性质完全不同的现象（Brattsten，1988）。两者的根本区别在于后者仅是暂时的，只有当诱导物以一定浓度存在时而存在。如以不同寄主植物为食的小菜蛾羧酸酯酶活性的差异在同一寄主上饲养一代后就消失了，而且对杀虫剂敏感性的差异也随之消失（Li，1995）。因此，诱导被认为是不可遗传的，虽然诱导能力本身可被遗传。诱导作用更象是一种昆虫节省能量的适应机制，因为对于昆虫这样个体较小、寿命相对较短的生物来说，酶蛋白生物合成所需的能量占其一生中所获得能量相当大的比重（Brattsten，1979），只有在需要时解毒酶才被诱导合成，而不必在整个生长阶段都维持较高水平。如取食胡萝卜的亚热带粘虫在 MFOs 活性明显增加的同时，体重却显著降低（Brattsten *et al*.，1984），其原因可能在于将过多的能量用于额外所需酶蛋白的生物合成中。当然，这也不能排除胡萝卜本身存在营养缺限的可能性，因为当给亚热带粘虫交替饲喂胡萝卜和四季豆后，MFOs 活性与体重均较连续取食四季豆的高（Scriber，1981）。

关于诱导能否促进害虫抗药性形成，至今尚无

定论。Oppenoorth（1985）等认为诱导与抗药性形成无关。害虫抗药性是一种具前适应（preadaptive）的遗传变异，抗性机制已在害虫种群中存在，只是在杀虫剂或植物次生物质的选择作用下得以表达，导致抗性基因频率增加而形成抗性。诱导仅是一种暂时现象，而且即使是抗性害虫，其体内高活性的解毒酶仍可被诱导增高。而 Brattsten（1988）则认为在抗药性形成早期，植物次生物质的诱导作用可导致隐性抗性基因频率增加而有利于害虫抗性发展。在药剂处理时，解毒酶系的诱导对于那些携带抗性机制但又未表达的敏感个体（如刚发生抗性突变或是隐性抗性基因的杂合子）的存活，是十分重要的。一旦这些个体存活后，抗性基因就可能在它们产下的后代中得到表达，而如果那些敏感个体的解毒酶系未得到诱导，就可能在药剂处理过程中死亡，抗性基因得以表达的概率就相应减少。

3 寄主植物对害虫药剂敏感性的影响在害虫综合治理中的应用

当前世界农业生产中，害虫治理问题愈来愈突出。为改变长期大量化学农药的不合理使用，世界各国均积极开展了以害虫综合治理（integrated pest management，IPM）策略为指导的减少化学农药用量的行动计划和长期作物保护行动计划（Matteson，1995）。目前虽已在新型抗虫品种选育，特别是转基因抗虫作物培育方面做了许多工作，但由于害虫适应性强、繁殖力高和极易暴发成灾，即使是转基因抗虫作物（如 *Bt* 棉）大面积应用推广后，一些非靶标害虫也会迅速上升为优势种，猖獗为害加剧（崔金杰等，2000）。因此，以使用杀虫剂为主的害虫防治在当前乃至今后的生产应急措施中仍将占据中心地位。

寄主植物与杀虫剂作用之间的关系可归属于“田间昆虫毒理学”范畴（赵善欢等，1991）。探明不同寄主植物对昆虫生长发育及解毒酶系的影响，对于今后的抗病虫草作物育种及害虫田间防治具有重要的指导意义与应用价值。一方面，可以从作物近缘种、野生种甚至杂草中找出一些对害虫解毒酶系具抑制作用或对昆虫生长不利的次生物质，开发新型植物杀虫剂，同时在明了这些次生物质在植物体内代谢过程以及相关基因结构组成的基础上，运用常规杂交育种或转基因技术培育出新型抗虫品系；另一方面，可以帮助区分害虫对某些杀虫剂不敏感是由于寄主植物引起的表型抗性，或是害虫已产生抗药性，从而可合理、适时地使用杀虫剂，取得最佳防治效果。此外，有些寄主植物比其他植物更易诱导昆虫体内的解毒酶系，如薄荷、玉米等，而且寄主植物（或次生物质）的诱导作用与杀虫剂的抑制作用可相互拮抗抵消（Yu *et al.*，1993），因此在田间害虫防治中需针对不同作物使用不同类型的杀虫剂，避免因出现两者不相容现象而造成不必要的人财物力浪费，以及错过防治适期或使用剂量不足而引起害虫再增猖獗。

寄主植物（次生物质）–害虫–杀虫剂三者关系极具多样性和复杂性。今后尚需加强以下方面的研究：(1)探明次生物质对解毒酶系诱导的分子调控机制，不仅可加深对植物与昆虫相互关系的理解，而且有助于害虫抗药性基因表达调控机制的研究；(2)筛选出对害虫解毒酶系具诱导抑制作用的毒性次生物质，在探明其理化性质基础上开发新型植物杀虫剂；(3)研究不同次生物质对解毒酶的协同作用及其机制，应用于传统抗虫作物育种与转基因抗虫作物培育；目前对解毒酶的研究往往是一种次生物质的作用，或是植物某个部分如叶片中所有成分的共同作用，两种或多种不同类型次生物质对解毒酶共同作用的研究相对较少；现有的研究表明不同次生物质对昆虫共同作用的效应是明显不同的（王琛柱，1997）；(4)在实际生产中，建立抗虫作物与杀虫剂协调利用的评价体系，既有利于抗虫作物推广与杀虫剂合理使用，又有利于害虫田间抗性的准确监测。

致谢 本文承蒙胡萃教授审阅，提出宝贵修改意见，谨此为谢！

参 考 文 献（References）

Abd-Elghafar S F，Dauterman W C，Hodgson E，1989. *In vivo* penetration and metabolism of methyl parathion in larvae of the tobacco budworm，*Heliothis virescens*（F.），fed different host plants. *Pesti. Biochem. Physiol.*，33：49–56.

Berenbaum M R，Zangerl A R，1994. Costs of inducible defense：protein limitation，growth，and detoxification in parsnip webworms. *Ecology*，75（8）：2 311–2 317.

Brattsten L B，1979. Biochemical defense mechanisms in herbivores against plant allelochemicals. In：Rosenthal G A，Janzen D H eds. Herbivores：their interaction with secondary plant metabolites. New York：Academic Press. 199–270.

Brattsten L B，1988. Potential role of plant allelochemicals in the develop-

ment of insecticide resistance. In: Barbosa P, Letourneau D K eds. Novel Aspects of Instect-Plant Interactions. New York: Wilev. 313 – 348.

Brattsten L B, Wilkinson C F, 1977. Herbivore-plant interactions: mixed-function oxidases and secondary plant substances. *Science*, 196: 1 349 – 1 352.

Brattsten L B, Evans C K, Bonetti S, Zalkow L H, 1984. Induction by carrot allelochemicals of insecticide-metabolizing enzymes in the southern armyworm (*Spodoptera eridania*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 77C: 29 – 37.

Brattsten L B, Gunderson C A, Fleming J T, Nikabhkt K N, 1986. Temperature and diet modulate cytochrome P-450 activities in southern armyworm, *Spodoptera eridania* (Cramer), caterpillars. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 25: 346 – 357.

Chiu S F, Chen W K, Zhang X, Pan W L, Zhang J Y, 1991. Recent advances in studies on field toxicology of insecticide. *J. South China Agri. University*, 12 (4): 1 – 4. [赵善欢，陈文奎，张兴，潘文亮，张金玉，1991. 杀虫剂田间毒理研究的新进展. 华南农业大学学报，12 (4): 1 – 4]

Cohen M B, Schuler M A, Berenbaum M R, 1992. A host-inducible cytochrome P-450 from a host-specific caterpillar: molecular cloning and evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 89: 10 920 – 10 924.

Cui J J, Xia J Y, 2000. Effects of Bt (*Bacillus thuringiensis*) transgenic cotton on the dynamics of pest population and their enemies. *Acta Phytophylacica Sinica*, 27 (2): 141 – 145. [崔金杰，夏敬源，2000. 一熟转 Bt 基因棉田中主要害虫及其天敌的发生规律. 植物保护学报，27 (2): 141 – 145]

Danielson P B, MacIntyre R J, Fogleman J C, 1997. Molecular cloning a family of xenobiotic-inducible drosophilid cytochrome P450s: evidence for involvement in host-plant allelochemical resistance. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94: 10 797 – 10 802.

Danielson P B, Foster J L M, McMahill M M, Smith M K, Fogleman J C, 1998. Induction by alkaloids and phenobarbital of family 4 cytochrome P450s in *Drosophila*: evidence for involvement in host plant utilization. *Mol. Gen. Genet.*, 259: 54 – 59.

Farnsworth D E, Berry R E, Yu S J, Terriere L C, 1981. Aldrin epoxidase activity and cytochrome P-450 content of microsomes prepared from alfalfa and cabbage looper larvae fed various plant diets. *Pestic. Biochem. Physiol.*, 15: 158 – 165.

Feng G L, Zhao Z W, Li M, He F Q, Jin Y, Li Z Q, Du S X, 2001. Relationship between esterase activities of the cotton aphid (*Aphis gossypii*) and overwintering host plants. *Acta Entomol. Sinica*, 44 (3): 304 – 310. [冯国蕾，赵章武，李梅，何凤琴，金莹，李宗清，杜善学，2001. 不同寄主植物与棉蚜酯酶活性的关系. 昆虫学报，44 (3): 304 – 310]

Feng Q L, Davey K G, Pang A S D, Ladd T R, Retnakaran A, Tomkins B L, Zheng S C, Palli S R, 2001. Developmental expression and stress induction of glutathione S-transferase in the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana*. *J. Insect Physiol.*, 47: 1 – 10.

Feyereisen R, 1999. Insect P450 enzymes. *Ann. Rev. Entomol.*, 44: 507 – 533.

Gao X W, Dong X L, Zheng B Z, Chen Q, 1997. Glutathione S-transferase (GSTs) of *Helicoverpa armigera*: induction of insecticides and plant allelochemicals and metabolism of insecticides. *Acta Entomol. Sinica*, 40 (2): 122 – 127. [高希武，董向丽，郑炳宗，陈青，1997. 棉铃虫的谷胱甘肽 S-转移酶 (GSTs): 杀虫药剂与植物次生性物质的诱导与 GSTs 对杀虫药剂的代谢. 昆虫学报，40 (2): 122 – 127]

Ghidiu G M, Carter C, Silcox C A, 1990. The effect of host plant on colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae) susceptibility to pyrethroid insecticides. *Pestic. Sci.*, 28: 259 – 270.

Gould F, Carroll C R, Futuyam D J, 1982. Cross-resistance to pesticides and plant defenses: a study of the two-spotted spider mite. *Ent. Exp. Appl.*, 31: 175 – 180.

Hinks C F, Spurr D T, 1989. Effect of food plants on the susceptibility of the migratory grasshopper (Orthoptera: Acrididae) to deltamethrin and dimethoate. *J. Econ. Entomol.*, 82 (3): 721 – 726.

Hung C F, Berenbaum M R, Schuler M A, 1997. Isolation and characterization of *CYP6B4*, a furanocoumarin-inducible cytochrome P450 from a polyphagous caterpillar (Lepidoptera: Papilionidae). *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 27 (5): 377 – 385.

Hung C F, Prapaipong J, Berenbaum M R, Schuler M A, 1995a. Differential induction of cytochrome P450 transcripts in *Papilio polyxenes* by linear and angular furanocoumarins. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 25 (1): 88 – 99.

Hung C F, Harrison T L, Berenbaum M R, Schuler M A, 1995b. *CYP6B3*: a second furanocoumarin-inducible cytochrome P450 expressed in *Papilio polyxenes*. *Insect Mol. Biol.*, 4 (3): 149 – 160.

Hung C F, Holzmacher R, Connolly E, Berenbaum M R, Schuler M A, 1996. Conserved promoter elements in the *CYP6B* gene family suggest common ancestry for cytochrome P450 monooxygenases mediating furanocoumarin detoxification. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 93: 12 200 – 12 205.

Hunter M D, Biddinger D J, Carlini E J, Mcpheron B A, Hull L A, 1994. Effects of apple leaf allelochemistry on tufted apple bud moth (Lepidoptera: Tortricidae) resistance to azniphosmethyl. *J. Econ. Entomol.*, 87 (6): 1 423 – 1 429.

Kea W C, Turnipseed S G, Carner G R, 1978. Influence of resistant soybeans on the susceptibility of Lepidoptera pest to insecticides. *J. Econ. Entomol.*, 71 (1): 58 – 60.

Kennedy G G, 1984. 2-tridecanone, tomatoes and *Heliothis zea*: potential incompatibility of plant antibiosis with insecticidal control. *Entomol. Exp. Appl.*, 35: 305 – 311.

Leng Y F, Qiu X H, 2001. Cytochrome P450s: The structures, functions and application prospects. Beijing: Science Press. 140 – 171. [冷欣夫，邱星辉，2001. 细胞色素 P450 酶系的结构、功能与应用前景. 北京：科学出版社. 140 – 171]

Li W, Berenbaum M R, Schuler M A, 2001. Molecular analysis of multiple *CYP6B* genes from polyphagous *Papilio* species. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 31: 999 – 1 011.

Li X, Berenbaum M R, Schuler M A, 2000. Molecular cloning and expression of *CYP6B8*: a xanthotoxin-inducible cytochrome P450 cDNA from *Helicoverpa zea*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*, 30: 75 – 84.

Li Y S, 1995. Effect of food plants on the susceptibility of the diamondback moth, *Plutella xylostella*, to insecticides. PhD dissertation, South Chi-

na Agricultural University.［李云寿，1995. 取食不同寄主植物对小菜蛾药剂敏感性的影响. 博士学位论文. 华南农业大学］

Lindroth R L，1989. Host plant alteration of detoxication activity in *Papilio glaucus glaucus*. *Entomol. Exp. Appl.*，50：29－35.

Lindroth R L，1991. Differential toxicity of plant allelochemicals to insects: roles of enzymatic detoxication systems. In：Bernecys E ed. Insect-Plant Interactions. Vol. III. CRC Press. 1－33.

Matteson P C，1995. The"50% pesticides cut" in Europe：A glimpse of our future? *American Entomologist*，41：210－220.

Mohamad B M，Emden H F V，1989. Host plant modification to insecticide susceptibility in *Myzus persicae*（Sulz.）. *Insect Sci. Appl.*，10（5）：699－703.

Muehleisen D P，Benedict J H，Plapp Jr F W，Carino F A，1989. Effects of cotton allelochemicals on toxicity of insecticides and induction of detoxifying enzymes in bollworm（Lepidoptera：Noctuidae）. *J. Econ. Entomol.*，82（6）：1 554－1 558.

Omer A D，Tabashnik B E，Johnson M W，Costa H S，Ullman D E，1993. Genetic and environmental influences on susceptibility to acephate in sweetpotato whitefly（Homoptera：Aleyrodidae）. *J. Econ. Entomol.*，86（3）：652－659.

Oppenoorth F J，1985. Biochemistry and genetics of insecticide resistance. In：Kerkut G A，Gilbert L I eds. Comprehensive Insect Physiology，Biochemistry and Pharmacology. Vol. 12. Oxford：Pergamon Press. 731－773.

Petersen R A，Zangerl A R，Berenbaum M R，Schuler M A，2001. Expression of *CYP6B1* and *CYP6B3* cytochrome P450 monooxygenases and furanocoumarin metabolism in different tissues of *Papilio polyxenes*（Lepidoptera：Papilionidae）. *Insect Biochem. Mol. Biol.*，31：679－690.

Prapaipong H，Berenbaum M R，Schuler M A，1994. Transcriptional regulation of the *Papilio polyxsenes CYP6B1* gene. *Nucl. Acid. Res.*，22（15）：3 210－3 217.

Ranasinghe C，Hobbs A A，1998. Isolation and characterization of two cytochrome P450 cDNA clones for *CYP6B6* and *CYP6B7* from *Helicoverpa armigera*（Hübner）：possible involvement of *CYP6B7* in pyrethroid resistance. *Insect Biochem. Mol. Biol.*，28：571－580.

Ranasinghe C，Headlam M，Hobbs A A，1997. Induction of the mRNA for *CYP6B2*，a pyrethroid inducible cytochrome P450，in *Helicoverpa armigera*（Hübner）by dietary monoterpenes. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*，34：99－109.

Riskallah M R，Dauterman W C，Hodgson E，1986. Host plant induction of microsomal monooxygenase activity in relation to diazinon metabolism and toxicity in larvae of the tobacco budworm *Heliothis virescens*（F.）. *Pestic. Biochem. Physiol.*，25：233－247.

Robertson J L，Armstrong K F，Suckling D M，Preisler H K，1990. Effects of host plants on the toxicity of azinphosmethyl to susceptible and resistant light brown apple moth（Lepidoptera：Tortricidae）. *J. Econ. Entomol.*，83（6）：2 124－2 129.

Rose R L，Sparks T C，Smith C M，1988. Insecticide toxicity to the soybean looper and the velvetbean caterpillar（Lepidoptera：Noctuidae）as influenced by feeding on resistant soybean（PI227687）leaves and coumestrol. *J. Econ. Entomol.*，81（5）：1 288－1 294.

Scriber J M，1981. Sequential diets，metabolic costs，and growth of *Spodoptera eridania*（Lepidoptera：Noctuidae）feeding upon dill，lima bean，and cabbage. *Oecologia*（*Berlin*），51：175－180.

Siegfried B D，Mullin C A，1989. Influence of alternative host plant feeding on aldrin susceptibility and detoxification enzymes in western and northern corn rootworms. *Pestic. Biochem. Physiol.*，35：155－164.

Snyder M J，Walding J K，Feyereisen R，1994. Metabolic fate of the allelochemical nicotine in the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*，24（8）：837－846.

Snyder M J，Stevens J L，Andersen J F，Feyereisen R，1995. Expression of cytochrome P450 genes of the CYP4 family in midgut and fat body of tobacco hornworm，*Manduca sexta*. *Arch. Biochem. Biophys.*，321：13－20.

Stevens J L，Snyder M J，Koener J F，Feyereisen R，2000. Inducible P450s of the CYP9 family from larval *Manduca sexta* midgut. *Insect Biochem. Mol. Biol.*，30：559－568.

Tan W J，Guo Y Y，1996. Effects of host plant on susceptibility to deltamethrin and detoxication enzymes of *Heliothis armigera*（Lepidoptera：Noctuidae）. *J. Econ. Entomol.*，89（1）：11－14.

Tan W J，Zhao H X，1990. Changes of sensitivity of cotton bollworms feeding on different host plants to decamethrin. *Acta Entomol. Sinica*，33（2）：155－160.［谭维嘉，赵焕香，1990. 取食不同寄主植物的棉铃虫对溴氰菊酯敏感性的变化. 昆虫学报，33（2）：155－160］

Tang Z H，1993. Insect Resistance to Pesticides and its Management. Beijing：Agricultural Press. 1，4，208－231，243－245.［唐振华，1993. 昆虫抗药性及其治理. 北京：农业出版社. 1，4，208－231，243－245］

Tang Z H，Wu S X，2000. Heredity and evolution of insect resistance to pesticides. Shanghai：Shanghai Scientech Document Press. 120－156.［唐振华，吴士雄，2000. 昆虫抗药性的遗传与进化. 上海：上海科技文献出版社. 120－156］

Toth Jr S J，Sparks T C，1990. Effect of temperature on toxicity and knockdown activity of *cis*-permethrin，esfenvalerate，and λ-cyhalothrin in the cabbage looper（Lepidoptera：Noctuidae）. *J. Econ. Entomol.*，83（2）：342－346.

ven den Berg J，van Rensburg G D，van der Westhuizen M C，1994. Host-plant resistance and chemical control of *Chilo partellus*（Swinhoe）and *Busseola fusca*（Fuller）in an integrated pest management system on grain sorghum. *Crop Prot.*，13（4）：308－310.

Wang C Z，1997. Effects of gossypol and tannic acid on the growth and digestion physiology of cotton bollworm larvae. *Acta Phytophylacica Sinica*，24（1）：13－17.［王琛柱，1997. 棉酚和单宁酸对棉铃虫幼虫生长和消化生理的影响. 植物保护学报，24（1）：13－17］

Wang X P，Hobbs A A，1995. Isolation and sequence analysis of a cDNA clone for apyrethroid inducible cytochrome P450 from *Helicoverpa armigera*. *Insect Biochem. Mol. Biol.*，25（9）：1 001－1 009.

Weber G，1985. Population genetics of insecticide resistance in the green peach aphid，*Myzus persicae*（Sulz.）（Homoptera，Aphididae）. *Zei. fur Ang. Entomol.*，99（4）：408－421.

Wood K A，Wilson B H，Graves J B，1981. Influence of host plant on the susceptibility of the fall armyworm to insecticides. *J. Econ. Ento-*

mol.，74：96–98.

Yao H W，2001. Studies on mechanism of insecticide resistance of the white-backed planthopper，*Sogatella furcifera*（Horvath）（Homoptera：Delphacidae）：biological，physiological and biochemical bases for changes in insecticide susceptibility. PhD dissertation，Zhejiang University.［姚洪渭，2001. 白背飞虱抗药性机理的研究——药剂敏感性变化的生物学与生理生化基础. 浙江大学博士学位论文］

Yu S J，1982a. Induction of microsomal oxidases by host plants in the fall armyworm，*Spodoptera frugiperda*（J. E. Smith）. *Pestic. Biochem. Physiol*.，17：59–67.

Yu S J，1982b. Host plant induction of glutathione S-transferase in the fall armyworm. *Pestic. Biochem. Physiol*.，18：101–106.

Yu S J，1983. Induction of detoxifying enzymes by allelochemicals and host plants in the fall armyworm. *Pestic. Biochem. Physiol*.，19：330–336.

Yu S J，1984. Interactions of allelochemicals with detoxication enzymes of insecticide-susceptible and resistant fall armyworm. *Pestic. Biochem. Physiol*.，22：60–68.

Yu S J，Hsu E L，1993. Induction of detoxification enzymes in phytophagous insects：roles of insecticide synergists，larval age，and species. *Arch. Insect Biochem. Physiol*.，24（1）：21–23.

Yu S J，Berry R E，Terriere L C，1979. Host plant stimulation of detoxifying enzymes in a phytophagous insect. *Pestic. Biochem. Physiol*.，12：280–284.